

INFLUENCIA DE LOS CICLOS MAREALES DE PUJAS-QUIEBRAS Y DÍA-NOCHE EN LOS HÁBITOS ALIMENTARIOS DE PECES EN UN MANGLAR DE BAHÍA MÁLAGA, PACÍFICO COLOMBIANO.

Victoria Andrea Castillo Olaya

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: victoria.castillo@correounivalle.edu.co

Gustavo Adolfo Castellanos Galindo Ph. D.

Dr. rer. nat. Marine Programme, WWF Colombia, Cali, Colombia

Correo electrónico: gustavo80@yahoo.com

Edgardo Londoño Cruz Ph. D.

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: edgardo.londono@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Los manglares del Pacífico colombiano se localizan en áreas meso y macro-mareales permitiendo que organismos sincronicen sus estrategias de movimiento y alimentación según esta dinámica. Para determinar la influencia de ciclos mareales y día-noche en los hábitos alimentarios de peces en un manglar, se analizó la dieta de tres especies de peces en un manglar (Bahía Málaga): *Sphoeroides rosenblatti*, *Centropomus medius* y *Sciades seemanni* con 115, 75 y 145 individuos respectivamente (41% de la biomasa del ensamble íctico en este hábitat). Los especímenes fueron capturados mensualmente entre 2009-2010 con redes atajo en cuatro canales intermareales a dos salinidades durante diferentes ciclos mareales y horarios. Se analizó la dieta mediante: índice de importancia relativa, porcentaje de ocurrencia, método de Costello y amplitud de nicho de Levins (Ba). La influencia de las mareas y el ciclo día-noche sobre el índice de repleción (SFI) se evaluaron con un Modelo Lineal Generalizado y la similitud entre las dietas mediante análisis multivariado e índice de traslape de Schoener. Las tres especies presentaron dietas especialistas por decápodos sin traslape, alimentándose principalmente de decápodos bentónicos (Ba=0.37), camarones (Ba=0.28) y braquiuros (Ba=0.39) para *S. rosenblatti*, *C. medius* y *S. seemanni* respectivamente. Los SFI de las tres especies estuvieron influenciados significativamente por las mareas-tiempo del día. Esto indica que el consumo de los recursos de las especies estudiadas está influenciado por cambios temporales medioambientales (mareas-tiempo) y que existe una partición de los recursos debido a la ausencia de traslape entre las especies.

Palabras clave: amplitud de nicho, Bahía Málaga, ciclos mareales, espectro trófico, Pacífico colombiano, peces de manglar, traslape de dietas.

ABSTRACT

Colombian Pacific mangroves are located in meso and macro-tidal zones. This allows many organisms to synchronize their movement and feeding strategies according to this dynamic. To determine the influence of tidal and day-night in feeding habits of fish in the mangrove, the diet of three species of fish in the mangroves (Bahía Málaga) was analyzed: *Sphoeroides rosenblatti*, *Centropomus medius* and *Sciades seemanni* with 115, 75 and 145 individuals respectively (41% from the biomass of the fish community assembly in this habitat). Specimens were captured monthly from 2009-2010 using block nets in four creeks to two salinities during different tidal cycles and time of day. The diet was analyzed by: the relative importance index, percentage of occurrence, method of Costello modified and Levin's niche width (Ba). The influence of the tides cycle and the day-night on the repletion index (SFI) were evaluated with a generalized linear model and the similarity between the diets using multivariate analysis and Schoener's diet overlap index. The three species presented specialists diets by decapod, feeding primarily on benthic decapod (Ba = 0.37), shrimp (Ba = 0.28) and brachyuran (Ba = 0.39) to *S. rosenblatti*, *C. medius* and *S. seemanni* respectively, without overlap. The SFI of the three species were significantly influenced by the tides-time of day. This indicates that the resource consumption of the species is influenced by environmental temporal changes (tides-time) and that there is a partitioning of resources due to the absence of overlap between species.

Key words: niche width, Bahía Málaga, tidal cycles, trophic spectrum, Colombian Pacific, mangrove fish, diet overlap.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de manglares representan una fuente importante para la subsistencia de muchas poblaciones humanas que habitan a sus alrededores y que aprovechan sus recursos. Estos bosques de manglar cumplen un rol importante en la vida de los peces. Muchas especies de peces aprovechan las zonas de manglar como áreas de alimentación, refugio, reproducción y/o desarrollo durante distintas etapas de su vida (Lin & Shao 1999, Faunce & Serafy 2006, Nagelkerken *et al.* 2008, Faunce & Layman 2009).

Los cambios mareales alteran los patrones de consumo y la composición de la dieta de especies de peces (Brenner & Krumme 2007, Castellanos & Krumme 2013, Giarrizzo & Saint-Paul 2008, Gibson 2003, Krumme *et al.* 2008, Ramírez 2011, Weisberg *et al.* 1981). En los manglares de costas mesomareales (2-4 m) y macromareales (>4 m) como los del Pacífico colombiano, tienen implicaciones en los organismos que los habitan debido a la acción de las olas y las corrientes mareales (Hayes 1975 citado por Perillo 1995). Muchos organismos pueden realizar migraciones temporales con ayuda de los cambios mareales a las zonas intermareales en costas macromareales. Por lo tanto, estos organismos pueden usar estas zonas para maximizar el consumo de alimentos, especialmente en estadios juveniles y/o refugio (Gibson 2003), además de evitar la depredación y competencia.

Sin embargo, la importancia de la influencia de las mareas en los ecosistemas de manglar, así como el ciclo día-noche y otros cambios temporales en las zonas macromareales en los distintos aspectos biológicos y ecológicos de las diferentes especies de peces que habitan los manglares han sido poco estudiados en el Pacífico colombiano (Castellanos-Galindo & Krumme 2013, Brenner & Krumme 2007, Davis 1988, Giarrizzo & Saint-Paul 2008; Krumme *et al.* 2008;

Ramírez 2011, Weisberg *et al.* 1981 y Wilson & Sheaves 2001). No obstante, comprender la influencia de los cambios temporales en las costas meso y macromareales es importante para comprender la dinámica de las poblaciones.

Distintas especies pueden explotar una misma clase de recursos conformando gremios (Root 1967). La formación de estos gremios puede estar determinada por los ciclos medioambientales, la disponibilidad de alimento y la capacidad de respuesta de las poblaciones a estos cambios (Guevara *et al.* 2007). Analizar las relaciones tróficas de peces y la influencia de los cambios temporales medioambientales en sus respectivas dietas brinda información del nivel gremial trófico y el nicho que ocupan las especies en su comunidad. Así mismo, entender los cambios temporales en la estructura de las comunidades de peces permite interpretar como se desarrollan los ciclos de vida de las especies, con una posible aplicabilidad a la conservación y aprovechamiento sostenible de los recursos (Yáñez-Arancibia & Nugent 1977, Hajisamanea *et al.* 2003).

El Pacífico colombiano cuenta con aproximadamente 300000 hectáreas de manglar, de las cuales Bahía Málaga (costa vallecaucana) cuenta con unas 4400 hectáreas rodeadas generalmente por una amplia red de esteros (Cantera *et al.* 1999, Prahl *et al.* 1990). Esta zona se encuentra sometida a cambios temporales medioambientales tales como, mareas semidiurnas con rangos mareales de hasta 4,5 m. Esta área presenta oscilaciones de salinidad (2-27), temperatura superficial del mar (26°C-31°C), precipitaciones (5000-7000 mm anuales), entre otros (Cantera *et al.* 1999). Existen aproximadamente 237 especies de peces que frecuentan cuerpos de agua cercanos a los manglares, como refugio o zonas de crianza (Castellanos-Galindo *et al.* 2006).

Este trabajo determina el espectro trófico de tres especies de peces (*Sphoeroides rosenblatti* (19%), *Centropomus medius* (3%) y *Sciades seemanni* (19%)) que representan más del 40% de la biomasa de peces de las áreas intermareales del manglar de Bahía Málaga en el Pacífico colombiano (Castellanos & Krumme, 2013). Además, este trabajo pretende establecer si los ciclos mareales de pujas y quiebras, día y noche y su interacción influyen el índice de repleción (SFI) y la composición de la dieta de las especies (capturadas en dos zonas con salinidades baja y media). Por otro lado, se pretende determinar si existe traslape trófico entre las especies de peces estudiadas.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra localizado en Bahía Málaga, ubicada al norte de la Bahía de Buenaventura en la costa pacífica colombiana (3°56'-4°05'N y 77°19'-77°21'W) (Fig. 1). Esta zona cuenta con una extensa zona de manglares principalmente de los géneros *Rhizophora*, *Pelliciera*, *Avicennia* y *Mora*, los cuales están rodeados generalmente por una amplia red de esteros (Cantera *et al.* 1999, Prahl *et al.* 1990).

El estudio se llevó a cabo en el estero Luisico (4°03'47"N, 77°12'52"W) (Fig. 1), que hace parte de la red de esteros al interior de Bahía Málaga. Esta zona presenta mareas semidiurnas, con amplitudes mareales de 2-3 m en mareas quiebras y de 3>4,5 m en mareas pujas, así como oscilaciones de temperatura superficial del mar entre 26°C-31°C, salinidad entre 2-27 (Castellanos-Galindo & Krumme 2013, Cantera *et al.* 1998, Cantera *et al.* 1999). Las precipitaciones varían entre 300-1000 mm con dos regímenes de precipitación, empezando con un periodo de baja precipitación entre enero a abril (300-500 mm mes⁻¹) y uno de alta precipitación de mayo a diciembre (700-1000 mm mes⁻¹) (Cantera *et al.* 1999).

Diseño del muestreo

El muestreo se llevó a cabo mensualmente entre diciembre del 2009 a diciembre del 2010, durante periodos contrastantes de pujas y quiebras en cuatro canales con características topográficas similares. Las estaciones de muestreo (canales) fueron seleccionados de acuerdo a dos salinidades (media ($15,1 \pm 5,8$) y baja ($9,2 \pm 8,1$)). Se realizaron capturas los peces teniendo en cuenta los cambios de marea a diferentes horas del día (día-noche).

Los peces fueron capturados con el arte de pesca denominado “atajo” en el cual se emplearon redes con un tamaño de 20 m de largo x 4 m de alto (con un ojo de malla de 12 mm). Las redes de “atajo” se atravesaron paralelamente a la franja del manglar, en las entradas de los canales.

Las redes se sujetaron en ambos extremos a los troncos o raíces de los mangles del género *Rhizophora* durante la marea baja. Durante la marea alta la red se levantó para el ingreso de los peces por el canal de manglar. Cuando la marea alta empezó a bajar se colocó impidiendo así la salida de los peces que habían ingresado al manglar. Finalmente, se capturaron los peces atrapados en la red durante el reflujo de la marea, tanto en el día como en la noche durante dos días. En el primer día se muestrearon los canales con salinidades bajas y en el segundo día los canales de salinidades medias.

Las muestras fueron etiquetadas y almacenadas en formol al 10% y posteriormente se trasladaron al laboratorio de la Universidad del Valle, donde se transfirieron a alcohol al 70% para su preservación y posterior identificación utilizando claves taxonómicas para el área (Fischer *et al.* 1995).

Análisis de las muestras

Las especies de peces seleccionadas para este estudio fueron: *Sphoeroides rosenblatti* (Bussing 1996), *Centropomus medius* (Günther 1864) y *Sciades seemanni* (Günther 1864). Estas especies conforman más del 40% de la biomasa en el ensamble de peces del manglar de Bahía Málaga

(Castellanos-Galindo & Krumme 2013). Para cada uno de los especímenes se registró longitud total (LT) y longitud estándar (LS) en milímetros con ayuda de un ictiómetro y peso total (P_t) en gramos con una balanza OHAUS (0.005 g). Los peces fueron disectados realizando un corte desde el ano hasta el mentón, para extraer el tracto gastrointestinal (TGI). Se calculó la longitud relativa del intestino ($L_{\text{-intestino}}/LT$) según Odum (1970), para determinar el gremio trófico de las especies en carnívoros, omnívoros y herbívoros. De esta forma, las especies con longitudes relativas menores a 1 se establecieron como carnívoras, mientras que las omnívoras y herbívoras fueron las especies con longitudes relativas entre 1-3 y superiores a 3, respectivamente. El número de estómagos vacíos fue registrado y expresado en porcentaje conforme al número total de estómagos examinados (coeficiente de vacuidad, CV).

Índices de llenado y estado de digestión de las presas

Cada estómago se pesó en una balanza OHAUS (0.005 g de precisión) y luego se les extrajo todo su contenido para la revisión de los componentes alimentarios en una placa Petri. Se estableció el índice de llenado de Dalpado & Gjoosaeter (1988), que consiste en cinco categorías: vacío, lleno al 30%, lleno del 30-70%, lleno del 70-100% y completamente lleno (con las paredes de estómago distendidas). Adicionalmente, se estableció el índice de digestión de las presas como recientemente ingeridos, digeridas hasta un 30%, digeridas entre un 30-70% y digerido más del 70% (Dalpado & Gjoosaeter 1988).

Análisis de las dietas y evaluación cuantitativa

Los componentes alimentarios fueron separados e identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible (Beltrán-León & Ríos 2000, Cantera 2010, Fischer *et al.* 1995, Newell & Newell 1963). Después de la identificación taxonómica, las presas fueron agrupadas en diferentes categorías tróficas según la especie analizada. Para determinar si el tamaño de la muestra fue

suficiente para describir la dieta, se construyeron curvas de acumulación de presas utilizando el taxón más bajo identificado. Se usó el programa ESTIMATES 9.1.0. (Statistical estimation of species richness and shared species from samples) (Cowell 2013), usando la rutina *sample based incidence or abundance data* con 50 interacciones para evitar posibles sesgos por el orden en el que son analizadas las muestras (Ferry & Cailliet 1996, Navia 2009).

Se utilizaron los estimadores recomendados por Navia (2009) para datos de presencia o ausencia de presas provistos por el programa *ICE mean* y *Chao 1 mean* según Cowell (2013), debido a que son los más rigurosos y los que presentan menos sesgos, así como *Cole rarefaction* como medida de precisión de la curva obtenida.

El espectro trófico para cada una de las especies de peces se determinó mediante el índice estandarizado de importancia relativa (IRI_1) según Cortés (1997), índice de importancia relativa modificado ($\%IRI_2$) según Davis & Wing (2012) y mediante el método de porcentaje de frecuencia de ocurrencia ($\%FO$) ya que según Baker *et al.* (2014) es la medida más robusta para describir la composición de la dieta de una especie.

El IRI_1 se calculó con el fin de realizar comparaciones con otros estudios, en donde el $\%FO$ de las presas es multiplicado por la suma del porcentaje en número ($\%N$) y porcentaje en peso ($\%W$). Los ítems con valores del $IRI_1 > 200$ fueron considerados como principales, aquellos con IRI_1 entre 20 y 200 como secundarios y finalmente accidentales aquellos con el $IRI_1 < 20$ (Hyslop 1980, Cortés 1997). Por su parte, el IRI_2 se calculó mediante la multiplicación del porcentaje en peso ($\%W$) y el porcentaje de frecuencia de ocurrencia ($\%F$) (Davis & Wing 2012) con el fin de reducir el efecto de presas en grado de digestión donde se dificulta la separación exacta de los tipos de presas. Por consiguiente, los dos índices de importancia calculados (IRI_1 y IRI_2) fueron

expresados como porcentajes de cada ítem alimentario sobre el total de este índice de todos los ítems alimentarios ($\%IRI = IRI / (\sum IRI) * 100$) para determinar categorías de importancia (CI_1 y CI_2 , respectivamente).

Adicionalmente, se estableció la proporción de los organismos que consumen un determinado ítem alimentario (Hyslop 1980) como un parámetro para determinar una categoría adicional de importancia (CI_3). Según Baker *et al.* (2014) el %FO provee un método simple y adecuado para una mejor aproximación acerca de la composición de la dieta de una especie ya que evita el error ocasionado por el conteo de presas.

Finalmente, para relacionar el peso del alimento ingerido con el peso del pez se calculó el índice de repleción (SFI) (Albertini-Berhaut 1974): $SFI = ((Pe - Pev) * 100 / Pp)$, donde Pe es el peso del estómago removido (g), Pev el peso del estómago vacío (g) y Pp el peso del pez (g).

Estrategias de alimentación

Para determinar las estrategias de alimentación de las especies se usó el método gráfico de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996). Este análisis se basa en la representación de la abundancia específica de cada presa (P_i) (basada en el peso) y la frecuencia de ocurrencia de los componentes alimentarios (F_i) y la contribución a la amplitud del nicho en la población mediante una distribución de puntos a lo largo de diagonales y ejes del diagrama. La importancia de las presas se observa por el incremento de puntos (porcentaje de abundancia) desde la esquina inferior izquierda (presas raras) hacia la esquina superior derecha (presas dominantes).

La estrategia de alimentación está representada a lo largo del eje vertical. Dietas generalistas con amplitudes de nicho grandes se localizan en la parte inferior, mientras que dietas especialistas

con amplitud de nicho reducido se localizan en la parte superior. Finalmente, las presas o puntos ubicados en la esquina superior izquierda contribuyen altamente entre el fenotipo (EF) a la amplitud del nicho, debido a que las presas poseen alta frecuencia de ocurrencia a pesar de su baja abundancia (Amundsen *et al.* 1996).

Por otro lado, los puntos en la esquina inferior derecha contribuyen altamente dentro del fenotipo (DF) a la amplitud del nicho, es decir, que los recursos son utilizados simultáneamente por su alta abundancia y baja frecuencia. Por consiguiente, en una población con un alto componente entre el fenotipo (EF), los diferentes individuos se especializan en diferentes tipos de recursos, mientras que en poblaciones con alto componente dentro del fenotipo (DF) la mayoría de los individuos utilizan muchos tipos de recursos simultáneamente. (Amundsen *et al.* 1996). Este método permite aprovechar los datos obtenidos de contenidos estomacales analíticamente, ya que dentro de una población predadora la estrategia de los individuos puede no ser la misma en términos de especialización y generalización a nivel de individuo y población. Esto se debe a que en algunos individuos se pueden especializar en un tipo de presa mientras que otros de la misma población la consumen ocasionalmente. Adicionalmente, este método permite el análisis de estrategias y componentes de la amplitud de nicho de poblaciones, empleándose para realizar predicciones de forrajeo óptimos, competencia y/o en la teoría de nicho (Amundsen *et al.* 1996).

El espectro trófico de las especies fue estimado usando el índice de amplitud de nicho de Levins (B_i) (1968), del cual se calculó la amplitud de nicho estandarizado (B_a) para determinar la especialización de la dieta en cada una de las especies. Cuando los valores de B_a son cercanos a cero, las dietas son especializadas y cuando los valores son cercanos a uno la dieta es generalista (Hurlbert 1978, Krebs 1989).

El traslape de las dietas de las especies fue calculado utilizando el índice de Schoener (T) (1970), ($T=1-0,5*\sum|p_{xi}-p_{yi}|$), de manera que cuando T es cercano a 0, no existe traslape de dietas y cuando T sea cercano a 1, si existe traslape de dietas (Linton *et al.* 1981).

Análisis estadístico

Las muestras fueron agrupadas en cuatro grupos: pujas durante la noche, pujas durante el día, quiebras durante la noche y quiebras durante el día (SN, SD, NN y ND, respectivamente por sus siglas en inglés Spring-night, Spring-day, Neap-night y Neap-day) en las diferentes zonas de muestreo a diferente salinidad (salinidad baja y salinidad media) para cada una de las especies.

Para evaluar la influencia de las mareas y el tiempo del día y las zonas de muestreo (zona de salinidad baja y de salinidad media) en la alimentación de cada una de las especies analizadas. Se usaron modelos lineales generalizados (GLM) (función Log y distribución Poisson) (STATISTICA 7.0) en los que se evaluó el efecto de la mareas-tiempo del día con cuatro niveles (SN, SD, NN y NN), donde la variable respuesta fue el índice de repleción (SFI). Esto debido a que no se cumplieron los supuestos para análisis paramétricos.

Para evaluar las diferencias en las dietas entre las tres especies y los factores de zona y la combinación mareas y tiempo del día. Se construyó una matriz de similitud utilizando Bray-Curtis como índice de similitud (PRIMER V6) con base en los valores del peso de los diferentes grupos tróficos (Clarke 1993). La similitud entre las dietas fue analizada por medio del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (datos transformados con $\text{Log}X+1$ reduciendo el efecto de ítems muy dominantes). El nMDS produce una representación gráfica de la dieta de las especies, uniendo grupos con hábitos alimentarios similares.

Posteriormente, para probar el nivel de significancia de los grupos formados en el nMDS se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) de una vía tanto para las zonas como para el factor tiempo-mareas basado en los ítems y las especies. El ANOSIM es una prueba no paramétrica similar al análisis de varianza, que se basa en el remuestreo multifactorial utilizando permutaciones (Clarke & Warwick 2001). La prueba estadística implica el cálculo de un estadístico global (R) que contrasta la varianza de la similitud entre y dentro de los grupos. Los valores del estadístico R se utilizaron para describir el grado de similitud entre la composición de las dietas, y se encuentran en un intervalo entre -1 a 1; donde los valores cercanos a 1 indican que la composición de la dieta entre los grupos comparados es diferente y los valores cercanos a 0 indican que existen pocas diferencias entre la composición de la dieta de los grupos comparados (Clarke & Warwick 2001).

Finalmente para determinar cuáles ítems alimentarios son los que más contribuyeron a la disimilitud de las dietas se realizó un análisis SIMPER para la composición gravimétrica de los ítems de las tres especies (Clarke 1993).

RESULTADOS

Se analizaron un total de 335 individuos: 115 de *Sphoeroides rosenblatti* (133,70-436,02 mm LT), 75 de *Centropomus medius* (69,00-328,21 mm LT) y 145 de *Sciades seemanni* (119,28-390,99 mm LT) (Tabla 1). Las abundancias observadas de los individuos capturados fueron mayores en la zona de salinidad media que en la zona de salinidad baja (Fig. 2a). Entre mareas en pujas y en quiebras no hubo diferencias entre las abundancias observadas de los individuos capturados. Sin embargo, el número de individuos capturados de *Sphoeroides rosenblatti* y *Centropomus medius* fue mayor durante las mareas en pujas en el día y noche, respectivamente.

Por su parte los individuos de *Sciades seemanni* se encontraron en mayor proporción durante las mareas en quiebras principalmente durante la noche (Fig. 2b).

En cuanto al tiempo del día, se encontró mayor número de individuos de *Centropomus medius* y *Sciades seemanni* durante la noche y mayor número de individuos de *Sphoeroides rosenblatti* durante el día que durante la noche (Fig. 2b).

Índices de llenado y estado de digestión de las presas

Las mayores proporciones de los índices de llenado de las presas para *Sphoeroides rosenblatti* en la zona de salinidad baja no mostraron diferencias en las mareas en pujas y quiebras. Sin embargo, durante el día hubo mayor número de individuos con estómagos llenos. No obstante, para *Sphoeroides rosenblatti* en la zona con salinidad media, los especímenes más llenos se encontraron casi en igual proporción durante las pujas y durante las quiebras, pero principalmente más llenos durante el día (Fig. 3a,b).

Por su parte, *Centropomus medius* tuvo mayor proporción de individuos llenos en pujas y quiebras principalmente en la noche en la zona de salinidad baja, mientras que en la zona de salinidad media se encontraron individuos más llenos en las mareas en quiebras durante la noche (Fig. 3c,d).

Sciades seemanni mostró contenidos más llenos durante las mareas pujas y quiebras durante la noche, sin embargo en la zona de salinidad media se encontraron individuos con estómagos más llenos de *Sciades seemanni* en pujas durante la noche (Fig. 3e,f).

A su vez cabe notar que hubo mayor proporción de especímenes con estómagos vacíos en zonas de salinidad baja que en zonas de salinidad media, adicionalmente la ausencia de peces de *Centropomus medius* y la captura de solo un espécimen de *Sciades seemanni* en la zona de salinidad media durante las quiebras en el día (ND) no permitió determinar el patrón de alimentación durante las mareas en quiebras (Fig. 3).

La proporción con los estados de digestión más bajos se encontraron en los individuos capturados en la zona de salinidad media. Para *Sphoeroides rosenblatti* se encontraron principalmente en las quiebras durante el día (ND) en la zona de salinidad baja y en las pujas durante el día en la zona de salinidad media (Fig. 4b). En *Centropomus medius* se encontraron en las quiebras en puja durante la noche, sin embargo el número de individuos capturados en la zona de salinidad media fue mucho menor (Fig. 4d). Finalmente en los individuos con el estado de digestión más bajo de *Sciades seemanni* se encontraron durante las mareas en quiebras en la noche (Fig. 4e,f).

Análisis de las dietas y evaluación cuantitativa

El número de estómagos examinados en *S. rosenblatti*, *C. medius* y *Sciades seemanni* no fueron suficientes en para describir con precisión las dietas de las especies de manera que las conclusiones del estudio sobre las dietas de estas especies podría estar limitada por este hecho (Fig. 5).

Sphoeroides rosenblatti al igual que *Centropomus medius* pertenecen al gremio trófico carnívoro (Long. Relativa del intestino 0,8 y 0,31, respectivamente) a diferencia de *Sciades seemanni* que por la longitud relativa del intestino se ubicó como omnívoro (Long. Relativa del intestino 1,2). Del total de los estómagos analizados se determinó que *Centropomus medius* tuvo mayor número de estómagos vacíos (CV=10.67), seguido de *Sphoeroides rosenblatti* (CV= 6.09) y *Sciades seemanni* (CV=3.45).

En *Sphoeroides rosenblatti* se identificaron un total de 789 presas (35 ítems) de las cuales se pudo identificar 14 órdenes, 16 familias y 14 especies. En *Centropomus medius* se encontraron 278 presas (21 ítems), de los cuales se pudo identificar 6 órdenes, 10 familias y 5 géneros y finalmente en *Sciades seemanni* se encontró 327 presas (27 ítems) de los cuales se pudo identificar 8 órdenes, 13 familias y 9 especies (Tabla 2, 3, 4).

Teniendo en cuenta el %FO *Sphoeroides rosenblatti* ingirió principalmente decápodos braquiuros (42,6%), material orgánico de origen vegetal (32,1%), *Theodoxus luteofasciatus* (17,3%), decápodos braquiuros pertenecientes a la superfamilia Grapsoidea (16,5%), *Tetraclita squamosa panamensis* (13,9%), *Cerithideopsis californica* (13,9%), *Lile stolifera* (13%) y *Littorina* sp (8,6%). Sin embargo según el %IRI los ítems más importantes en la dieta de *Sphoeroides rosenblatti* son decápodos braquiuros no identificados (39%), moluscos de la especie *Cerithideopsis californica* (13%), peces *Lile stolifera* (11%), balanos de la especie *Tetraclita squamosa panamensis* (8%) y moluscos de la especie *Theodoxus luteofasciatus* (7%) (Tabla 2).

Centropomus medius se alimentó según el %FO principalmente por *Anchoa* sp. (18,2%) y decápodos de la familia Alpheidae (16%), seguido de camarones sin identificar Carideos (13,7%), otros camarones sin identificar (14%), camarones de la familia Penaeidae (14,3%) y restos de peces (12,5%). No obstante, según el %IRI₁ los ítems más importantes de la dieta de *C. medius* fueron camarones sin identificar (40%), camarones de la superfamilia Caridea sin identificar (10%), camarones de la familia Penaeidae (9%), restos de peces sin identificar (9%), camarones de la familia Alpheidae (7%), peces del género *Anchoa* (7%) y material de origen animal (7%) (Tabla 3).

Finalmente, teniendo en cuenta el %FO *Sciades seemanni* se alimentó principalmente de decápodos braquiuros no identificados (18,3%) y de la superfamilia Xanthoidea (10,2%), camarones sin identificar (9,7%), braquiuros de la superfamilia Grapsoidea (8,9%), material orgánico de origen vegetal y animal (6,8% y 5,4%, respectivamente). Por su parte, en cuanto al %IRI₁ los ítems más importantes en la dieta de *S. seemanni* fueron brachiuros no identificados (29%), decápodos no identificados (21%), brachiuros de la superfamilia Grapsoidea (12%) y material vegetal (10%) (Tabla 4).

Estrategias de alimentación

El diagrama de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996) para *Sphoeroides rosenblatti* indica una especialización en diferentes tipos de presas ya que cada ítem alimentario ha sido consumido por una fracción limitada de predadores, sin embargo el ítem decápoda fue el más importante ya que ha sido consumido por más de la mitad de los peces a pesar de tener una baja contribución en peso en el contenido estomacal de los peces (Fig. 6a). Lo anterior muestra una amplitud de nicho relativamente amplia debido a que las presas contribuyen altamente entre y dentro del fenotipo, sin embargo algunos de los individuos de *S. seemanni* tienen preferencia por los decápodos. Lo anterior corroborado por el índice de Levin que indica que *S. rosenblatti* tiende a ser especialista ($Ba = 0,37$) por el grupo de los decápodos, pero con un amplio espectro por diferentes grupos dentro de los decápodos.

A su vez, la representación gráfica de Costello (1990) modificado por Admunden *et al.* (1996) muestra que los individuos de *C. medius* a diferencia de los de *S. rosenblatti* se encuentran especializados en decápodos, pero consumiendo otros tipos de presas en diferentes cantidades lo que permite que exista una alta contribución entre el fenotipo a la amplitud del nicho (Fig. 6a,b). Para esta especie el índice estandarizado de Levin indica una dieta especialista ($Ba = 0,28$).

Sciades seemanni presenta especialización por decápodos a la vez que consume ocasionalmente otros tipos de presas en pequeñas proporciones y solo por parte de algunos individuos (Fig. 6c).

Para esta especie la amplitud de nicho indicó una dieta especialista ($Ba=0,39$).

El factor mareas y el tiempo en el día (día y noche) influyeron significativamente sobre el SFI para las especies *Sphoeroides rosenblatti* ($P<0,05$), *Centropomus medius* ($P<0,05$) *Sciades seemanni* ($P<0,05$), mientras que el factor zonas y la interacción zonas y marea –tiempo del día no influyeron significativamente en el SFI de las especies, a excepción de *C. medius*. Esta última especie, presentó influencia de las zonas de salinidad ($P<0,05$), y la interacción entre zona y

marea – tiempo del día ($P<0,05$) sobre el SFI. Esta especie se alimenta mayormente en la zona de salinidad baja y durante las mareas en quiebras durante la noche (NN) y pujas en el día (Tabla 5). Por su parte, *Sphoeroides rosenblatti* se alimentó mayormente durante las mareas pujas en el día (SD), seguido de quiebras en el día (ND) y *Sciades seemanni* se alimentó mayormente durante las pujas en el día y la noche (SD y SN).

No existió sobreposición de la dieta (ítems con el nivel taxonómico más bajo posible) entre las diferentes especies examinadas. Esto fue determinado según el índice de Schoener, cuyos resultados fueron valores inferiores a 0,5 entre: *Sphoeroides rosenblatti* y *Centropomus medius* ($T=0,16$), *Sphoeroides rosenblatti* y *Sciades seemanni* ($T=0,16$) y finalmente entre *Centropomus medius* y *Sciades seemanni* ($T=0,45$).

Para los análisis interespecíficos todos los ítems fueron reagrupados en 34 grupos tróficos, a diferencia de los análisis de sobreposición de Schoener, donde se usaron los datos en el taxón más bajo posible. Cuando se consideraron los diferentes nuevos grupos tróficos formados, los valores de %IRI₁ mostraron que *Sciades seemanni* se alimenta más de decápodos braquiuros en comparación con *Sphoeroides rosenblatti*. Por su parte, *Sphoeroides rosenblatti* incluye moluscos en su dieta mientras que las otras dos especies de peces no los ingieren. En el caso de *Centropomus medius* se alimenta principalmente de peces y de decápodos Caridea pero en mayor proporción en comparación con las otras especies. Solo en el ítem de los decápodos sin identificar *Centropomus medius* y *Sciades seemanni* compartieron proporciones similares (Tablas 2, 3 y 4).

Adicionalmente, el gráfico de ordenación nMDS no reveló la formación de ningún grupo evaluando los diferentes factores (Stress 0,01; Fig. 7), sin embargo, durante las mareas pujas en la noche las tres especies podrían compartir similares recursos. La prueba de ANOSIM para las zonas de salinidad indicó que no había diferencias entre la composición de las dietas entre las tres

especies (Global $R=-0,024$; $P=0,817$), debido a que $R<0$ es poco probable esto podría corresponder a una disimilitud del tamaño de las muestras entre las zonas de salinidad. Adicionalmente no se encontraron diferencias entre los tratamientos mareas y tiempo del día para las composición de las dietas entre la tres especies combinadas entre las diferentes especies (Global $R=0,03$; $P=0,025$).

Finalmente, aunque el ANOSIM no mostró diferencias entre el estado de llenado de las especies, el índice de repleción sí, por lo tanto se calculó la prueba SIMPER. Esta reflejó que entre las zonas de muestreo (zona de salinidad baja y zona de salinidad media) existe una disimilitud marcada principalmente por los decápodos (52,40%) y material orgánico de origen animal (10,43%) en donde fueron solo un poco mayor en la zona de salinidad baja que en la zona de salinidad media. Con respecto a los diferentes tratamientos de mareas y tiempo del día, se obtuvo una disimilitud debido al ítem de los decápodos, material orgánico de origen animal, peces e isópodos.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran una alta proporción de individuos de *Sphoeroides rosenblatti* y *Sciades seemanni* con amplios rangos de tallas. Mientras que los individuos de *Centropomus medius* capturados fueron de tallas pequeñas y en estadios inmaduros. Lo anterior evidencia la importancia de este ecosistema de manglar como áreas esenciales para el desarrollo del ciclo de vida de especies de peces, además de proveer refugio y alimento estos principalmente en sus estadios juveniles (Gibson 2003, Laegdsgaard & Johnson 2001). Las redes de canales estuarinos en los bosques de manglar son un componente vital ya que sirven como conectores entre la zona submareal y el interior del manglar, esto permite que haya una mayor área con recursos disponibles y de protección o refugio para los organismos asociados durante la subida de las mareas.

Las diferencias en las salinidades y otros factores dentro de los canales de manglar, permiten que varíe la estructura y abundancia de los organismos asociados a los bosques de manglar por los hábitos de las diferentes especies de organismos encontrados (Baker & Sheaves 2009, Barletta *et al.* 2003, Castellanos-Galindo & Krumme 2013, Cyrus & Blaber 1992, Robertson & Duke 1990). Existen numerosos estudios que comprueban la capacidad que tienen algunas especies de peces marinas para penetrar zonas estuarinas con grandes aportes de agua dulce (Barletta *et al.* 2005). *Centropomus medius* es una de las especies de hábitos eurihalinos.

Las mayores abundancias de las tres especies estudiadas se encontraron en la zona de salinidad media, principalmente durante las mareas en pujas en la noche para *Centropomus medius* y durante las mareas en quiebras durante la noche para *Sciades seemanni*. En este estudio *Sphoeroides rosenblatti* se alimentó mayormente durante el día, tanto en mareas en pujas como en quiebras. Lo anterior destaca que dependiendo de la especie, diferentes recursos serán explotados al interior del manglar de Bahía Málaga

Por otro lado, los cambios en la abundancia encontrada durante las mareas y el tiempo del día sugieren que las mareas en esta zona influyen en la dinámica y estructura de estas especies, ayudando al desplazamiento a las zonas intermareales y probablemente alterando la composición de la dieta en las especies (Castellanos-Galindo & Krumme 2013, Gibson 2003, Wilson & Sheaves, 2001). Estudios como los de Gibson (2003) reportan que muchos organismos entre estos los peces y crustáceos usan las corrientes mareales como medio de transporte a nuevos hábitats para reproducción, refugio y/o para maximizar el consumo de alimentos especialmente en los estadios juveniles.

Las tres especies estudiadas se especializaron en consumo de organismos decápodos (debido a la agrupación de grupos tróficos) pero sin traslape entre las presas ingeridas, sin embargo, esta diferencia radicó en el tipo de decápodos consumidos y en las estrategias de alimentación a pesar

que pertenecen al mismo ensamble de peces asociados a los canales entre los manglares al interior de Bahía Málaga. *Sphoeroides rosenblatti* se alimentó principalmente de decápodos (braquiuros y balanos) y moluscos, mientras que *Sciades seemanni* y *Centropomus medius* se alimentaron de otros decápodos (braquiuros xanthoideos y camarones, respectivamente) además este último incluyó peces en su dieta. Estos hábitos alimentarios de las tres especies estudiadas concuerdan con otros estudios en los que se muestra que su morfología permite que se alimenten principalmente de invertebrados de exoesqueleto duro (Duncan & Szelistowski 1998, Palacios-Sánchez & Vega-Cendejas 2010, Ortega *et al.* 1996), debido a su morfología.

La especialización o preferencia por algunas presas diferentes de decápodos en las tres especies de peces analizadas en el manglar de Bahía Málaga sugiere que son estrategias de cada una de las especies para coexistir en el ecosistema y repartir los recursos, tales como el tipo de presa y hábitat.

Adicionalmente, *Centropomus medius* presentó estómagos con estados de menor digestión en las mareas en quiebras durante la noche, reiterando que presenta hábitos nocturnos. Estudios como los Vasconcellos & Galiza (1980) y Maldonado-García (2004) muestran que la alimentación de individuos del género *Centropomus* está muy relacionada con la distribución, época del año y con los cambios de marea y cambios en el día donde la alimentación ocurre generalmente durante la noche.

Por su parte, *Sciades seemanni* presentó estómagos más llenos y con menor estado de digestión en las mareas en pujas durante la noche, se sugiere que esta especie comparte los mismos hábitos alimentarios nocturnos de *Centropomus medius* pero con preferencia por las mareas en pujas.

Nuestros datos sugieren que las condiciones más favorables para la alimentación de *Sciades seemanni* son durante las mareas en pujas de noche.

El comportamiento de *Sciades seemanni* concuerda con estudios reportados en zonas con mareas semidiurnas para la especie congénere *Sciades herzbergii* en el norte de Brasil (Krumme *et al.* 2008) y otras especies (*Anableps anableps* en el norte de Brasil) las cuales se alimentan mayormente durante las mareas en pujas. Lo anterior sugiere que un incremento en el nivel del agua durante las pujas permite un mayor acceso a los recursos en la zona intermareal que no están disponibles durante las mareas en quiebras (Brenner & Krumme 2007).

Los altos niveles mareales de tipo semidiurno presentes en el Bahía Málaga (Pacífico colombiano) proveen una mayor área para forrajeo para los peces ya que permiten el ingreso a las zonas intermareales de los manglares tanto en mareas en pujas como en quiebras. De forma que estas mareas se constituyen como fuerzas estructuradoras de la dinámica y organización de las comunidades y de los procesos biológicos en el mar del Pacífico colombiano (Castellanos-Galindo & Krumme 2013; Ramírez 2011).

Finalmente, de este estudio se puede concluir que el tipo de alimentación varía con algunos cambios temporales medioambientales como las mareas y el día y la noche al interior del manglar de Bahía Málaga.

Sphoeroides rosenblatti, *Centropomus medius* y *Sciades seemanni* capturadas al interior de Bahía Málaga durante el periodo de muestreo, usaron las presas disponibles en el manglar de manera diferenciada entre estas. De manera que existe una especialización en las estrategias de alimentación de las especies estudiadas por los decápodos sin traslape, debido a que ingieren diferentes organismos dentro del grupo de los decápodos.

El consumo de presas en *Sphoeroides rosenblatti* estuvo influenciado significativamente por el factor mareales-tiempo en el día, con hábitos alimentarios principalmente diurnos.

Los individuos de *Sciades seemanni* presentaron una influencia significativa por la combinación de los factores ciclos mareales- tiempo del día ya ingieren mayor cantidad de alimento durante las mareas de pujas y las mareas en quiebras pero principalmente durante la noche.

Los individuos de *Centropomus medius* se ven influenciados significativamente por los cambios mareales y el tiempo durante el día, alimentándose en mayor cantidad durante las mareas pujas en la noche. A su vez, en esta especie hay una influencia en el consumo por las zonas de salinidad, ya que ingiere mayor cantidad de recursos en las zonas con salinidades bajas.

Adicionalmente se destaca la influencia de los cambios mareales (pujas y quiebras) y el ciclo diurno (día y noche) en el índice de llenado y estados de digestión de las presas de las presas de las especies estudiadas en la zona de Bahía Málaga y la capacidad de respuesta de estas especies frente a estos ciclos medioambientales en esta zona del Pacífico colombiano.

AGRADECIMIENTOS

A Gustavo A. Castellanos por permitirme realizar este trabajo en el marco de su proyecto de doctorado, su valiosa colaboración y constantes recomendaciones para la ejecución de este trabajo. Al profesor Edgardo Londoño por su apoyo en el desarrollo de este trabajo. A los Biólogos Gustavo Ramírez, Carlos Muñoz, David Leonardo Herrera y Marisol Rivera por sus valiosas asesorías y sugerencias en la elaboración del documento. A Juan Felipe Lázarus, Álvaro Giraldo y al grupo de oceanografía de la Universidad del Valle en la corroboración de la identificación de ítems. A los profesores de la sección de Biología Marina por todos los conocimientos transmitidos y especialmente al profesor Efraín Rubio por inculcarme el interés por la ictiología. A la Universidad del Valle por ser la institución que me dio las herramientas para la culminación de este trabajo de investigación. Finalmente a mis padres, mi abuela y mis amigos y compañeros de la carrera por su constante apoyo durante la realización de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Albertini-Berhaut, J. (1974), "Biologie des stages juvéniles de Téléostéens Mugilidae Mugil auratus Risso 1810, Mugil capito Cuvier 1829 et Mugil saliens Risso 1810. II. Modifications du régime alimentaire en relation avec la taille", *Aquaculture*, Vol. 4, pp. 13-27.
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M. & Staldvik, F.J. (1996), "A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data -modification of the Costello (1990) method", *Journal of Fish Biology*, Vol. 48, pp. 607-614.
- Baker, R., Buckland, A. & Sheaves, M. (2014), "Fish gut content analysis: robust measures of diet composition", *Fish and Fisheries*, Vol. 15 No.1, pp. 170-177.
- Baker, R. & Sheaves, M., (2009), "Refugies or ravenous predators: detecting predation on new recruits to tropical estuarine nurseries", *Wetland Ecology and Management*, Vol. 17, pp. 317-330.
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint-Paul, U & Hubold, G., (1999), "Seasonal changes in density, biomass and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of lower Caeté Estuary (northern Brazilian coast, east Amazon)", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 256, pp. 217-228.
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint-Paul, U & Hubold, G., (2005), "The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary", *Journal Fish Biology*, Vol. 66, pp. 45-72
- Beltrán-León B. & Ríos, R. (2000) *Estadios tempranos de peces del Pacífico colombiano*. Instituto Nacional de Pesca y Agricultura - INPA. Buenaventura.
- Brenner, M. & Krumme, U. (2007), "Tidal migration and patterns in feeding of the four-eyed fish *Anableps anableps* L. in a North Brazilian mangrove", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 70, pp. 406-427.
- Cantera J.R. (2010), *Guía para la identificación de estadios de vida vulnerable de organismos marinos de Bahía Málaga*. Univalle-Invemar. Cali.
- Cantera, J.R., Thomassin, B.A. & Arnaud, P.M. (1999), "Faunal zonation and assemblages in the Pacific Colombian mangroves", *Hydrobiologia*, Vol. 413, pp. 17-33. CORRECTA
- Cantera, J.R., Neira R & Ricaurte, C. (1998) Bioerosión en la costa Pacífica colombiana: un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto de los animales destructores de acantilados rocosos sobre el hombre. Fondo FEN Colombia. 89 p.
- Castellanos-Galindo, G.A., Caicedo-Pantoja, J.A., Mejía-Landino, L.M. & Rubio, E. (2006) "Peces marinos y estuarinos de Bahía Málaga, Valle del Cauca, Pacífico colombiano", *Biota colombiana*, Vol. 7 (2), pp. 263-282.
- Castellanos-Galindo, G.A. & Krumme, U. (2013), "Tidal, diel and seasonal effects on intertidal mangrove fish in a high-rainfall area of the Tropical Eastern Pacific", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 494, pp. 249-265.

- Clarke, K.R. (1993). "Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure", *Australian Journal of Ecology*, Vol. 18, pp. 117-143.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (2001), *Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation*, 2da ed., Plymouth marine laboratory, UK.
- Cortéz, E. (1997), "A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to Elasmobranch fishes", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 54, pp. 726-738.
- Costello, M.J. (1990), "Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis", *Journal Fish Biology*, Vol. 36, pp. 261-263.
- Cowell, R.K. (2013), "EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples" Version 9.1.0 User's Guide" available at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersGuide.htm> (accessed 25 May 2015).
- Cyrus, D.P. & Blaber S.J.M., (1992), "Turbidity and salinity in a tropical Northern Australian estuary and their influence on fish distribution", *Estuarine Coastal Shelf Science*, Vol. 35, pp. 545-563.
- Dalpado, P. & Gjoosaeter, J. (1988), "Feeding ecology of the Lanternfish *Benthoosema pterotum* from the Indian Ocean", *Marine Biology*, Vol. 99, pp. 555-576.
- Davis, T.L.O. (1988), "Temporal changes in the fish fauna entering a tidal swamp system in tropical Australia", *Environmental Biology Fishes*, Vol. 21, pp. 161-172.
- Davis, J.P. & Wing, S.R. (2012), "Niche partitioning in the Fiordland wrasse guild", *Marine Ecology Progress series*, Vol. 446, pp. 207-220.
- Duncan, R.S. & Szelistowski, W.A. (1998) "Influence of puffer predation on vertical distribution of mangrove littorinids in the Gulf of Nicoya, Costa Rica", *Oecologia*, Vol. 117, pp. 433-442.
- Faunce, C.H. & Serafy, J. (2006), "Mangroves as fish habitat: 50 years of field studies", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 218, pp. 1-18.
- Faunce, C.H. & Layman C.A. (2009), "Sources of Variation that Affect Perceived Nursery Function of Mangroves" in Nagelkerken (Ed.), *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems*, Springer, Holanda, pp. 401-421
- Ferry, L.A. & Cailliet G. M. (1996), "Sample size and data: are we characterizing and comparing diet properly?" in Makinlay, D. and Shearer K. (Eds.), *Feeding ecology and nutrition in fish. Proceedings of the symposium on the feeding ecology and nutrition in fish, international congress on the biology of fishes*, American Fisheries Society, San Francisco, pp. 71-80.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W. Sommer, C., Carpenter, K.E. & Niem, V.H. (1995), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental*, Vol. II. Plantas e invertebrados. FAO, Roma.

- Giarrizzo T. & Saint-Paul, U. (2008), "Ontogenetic and seasonal shifts in the diet of the pemecou sea catfish *Sciades herzbergii* (Siluriformes: Ariidae), from a macrotidal mangrove creek in the Curacá estuary, Northern Brazil", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 56, pp.861-873.
- Gibson, R.N. (2003), "Go with the flow: tidal migration in marine animals", *Hydrobiologia*, Vol. 503. pp. 153-161.
- Guevara, E., Sánchez, A.J., Rosas, C., Mascaró, M. & Brito, R. (2007), "Asociación trófica de peces distribuidos en vegetación acuática sumergida en Laguna de Términos, Sur del Golfo de México", *Revista Universidad y Ciencia*, Vol. 2 No. 2, pp. 151-166.
- Hajisamanea, S., Choua, L.M. & Ibrahim, S. (2003), "Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow water of an impacted tropical habitat", *Estuarine Coastal and Shelf Science*, Vol. 58, pp. 89-98.
- Hurlbert, S.H. (1978), "The measurement of niche overlap and some relatives", *Ecology*, Vol. 59 No. 1, pp. 67-77.
- Hyslop, E.J. (1980), "Stomach contents analysis - a review of methods and their application", *Journal of Fish Biology*, Vol. 14, pp. 411-429.
- Krebs, C.J. (1989), *Ecological methodolgy*, 2nd ed., Benjamin Cummings press. Menlo Park, California.
- Krumme, U., Brenner, M. & Saint-Paul, U. (2008), "Spring-neap cycle as a major driver of temporal variations in feeding of intertidal fishes: Evidence from the sea catfish *Sciades herzbergii* (Ariidae) of equatorial west Atlantic mangrove creeks", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 367, pp. 91-99.
- Laegdsgaard, P. & Johnson C.R. (2001), "Why do juvenile fish utilize mangrove habitats?", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 257, pp. 229-253.
- Lin, H.J. & Shao, K.T. (1999), "Seasonal and diel changes in a subtropical mangrove fish assemblage", *Bulletin of Marine Science*, Vol. 65 No. 3, pp. 775-794.
- Linton, L.R., Davies, R.W. & Wrona, F.J. (1981), "Resource Utilization Indices: An Assessment", *Journal of Animal Ecology*, Vol. 50 No. 1, pp. 283-292.
- Maldonado-Garcia, M.C. () *Estudio de la biología reproductiva del robalo paleta Centropomus medius (Günther 1864) para su aplicación en acuicultura*. Tesis de doctorado. Centro de investigaciones biológicas del noroeste S.C. La paz, Bolivia.
- Nagelkerken, I., Blaber, S.J.M., Bouillon, S., Green, P., Haywood, M., Kirton, L.G., Meynecke, J.O., Pawlik, J. Penrose, H.M., Sasekumar A. & Somerfield P.J. (2008), "The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review". *Aquatic Botany*, Vol. 89, pp. 155–185.
- Navia, A.F. (2009) *Hábitos alimentarios, relaciones tróficas e importancia ecológica de Urotrygon Rogersi (Elasmobranchii: Batoidea) en la zona central Del Océano Pacífico colombiano*. Tesis de Maestría. Universidad del Valle. Cali, Colombia.

- Newell, G.E. & Newell, R.C. (1963). *Marine Plankton*. 1ra ed. Hutchinson Educational LTD. Londres.
- Odum, W.E. (1970), "Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*" in Steele, J.H. (Ed.) *Marine food chains*. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 222-240.
- Ortega-Lara, A. (1996), *Aspectos de la biología y la abundancia de Arius seemanni (Pisces: Siluriformes: Ariidae) en un manglar de la Bahía de Buenaventura (Pacífico colombiano)*. Tesis de Pregrado. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Palacios-Sanchez, S.E. & Vega-Cendejas, M.E. (2010), "Cambios alimenticios en tres especies de Sphoeroides (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 58 (4), pp. 1223-1235.
- Perillo, G.M.E. (1995), "Definitions and geomorphologic classifications of estuaries", in Perillo, G.M.E. (Ed.) *Geomorphology and sedimentology of estuaries*. Elsevier Science B.V, pp. 17-35.
- Prahl, H.V., Cantera, J.R. & Contreras, R. (1990), *Manglares y hombres del Pacífico colombiano*, 1ra ed., Editorial folio Ltda, Colombia.
- Ramírez-Martínez, G.A. (2011), *Ecología trófica de Lutjanus argentiventris (Pisces: Lutjanidae) asociados a los canales de manglar en Bahía Málaga, Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Robertson A.I. & Duke N.C. (1990), "Mangrove fish communities in tropical Queensland, Australia: spatial and temporal patterns in density, biomass and community structure", *Marine Biology*, Vol. 104, pp. 369-379.
- Root, R.B. (1967). "The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher", *Ecological Monographs*, Vol. 37, pp. 317-350.
- Vasconcelos, F.A.L. & Galiza, E.M.B. (1980), "Habitos alimentares dos peixes centropomideos cultivados em viveiros da regio de Itamaraca Pernambuco", *Revista Nordest. Biol.*, Vol. 3 (especial), pp. 111-122.
- Wilson, J.P. & Sheaves, M. (2001), "Short-term temporal variations in taxonomic composition and trophic structure of a tropical estuarine fish assemblage", *Marine Biology*, Vol. 139, pp. 878-796.
- Weisberg, S.B., Whalen, R., & Lotrich, V.A. (1981), "Tidal and diurnal influence on food consumption of a salt marsh killifish *Fundulus heteroclinus*", *Marine Biology*, Vol. 61, pp. 243-246.
- Yañez-Arancibia, A. & Nugent, R. (1977), "El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras". *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. Vol. 4, pp. 107-117.

TABLAS

Tabla 1. Número de individuos por especie capturados en los diferentes ciclos mareales y día-noche al interior de Bahía Málaga (Pacífico colombiano).

Especies		Mareas-Tiempo Del Día			
		Quiebras		Pujas	
		Día	Noche	Día	Noche
	N	37	14	37	25
<i>Sphoeroides rosenblatti</i>	LT (mm)	146.83-436.02	150.41-264.39	137.77-327.57	133.70-251.13
	P (g)	57.00-584.45	69.35-435,15	54.05-936.20	42.25-434.50
	N	10	19	10	36
<i>Centropomus medius</i>	LT (mm)	79.27-217.94	69.00-328.21	81.99-198.11	84.90-324.50
	P (g)	3.65-86.5	2.95-296.6	4.4-57.8	4.55-292.45
	N	13	71	6	51
<i>Sciades seemanni</i>	LT (mm)	183.97-316.29	119.28-347.43	231.81-309.09	151.12-390.99
	P (g)	51.95-339.3	41.45-327.1	98.7-368.2	27.3-315.45

Tabla 2. Composición de presas en los contenidos estomacales de *Sphoeroides rosenblatti* con porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%W), frecuencia de ocurrencia (%FO), índice de importancia relativa según Cortes (1997) (%IRI₁) índice de importancia modificado según Davis & Wing (2012) (%IRI₂), categorías de importancia según %IRI₁ (CI₁), %IRI₂ (CI₂) y según Baker *et al.* (2014) (CI₃) basado en el %FO. (P= principal, S= secundario y A= accidental).

Ítems presas	%N	%W	%FO	%IRI ₁	%IRI ₂	CI ₁	CI ₂	CI ₃
ARTHROPODA								
DECAPODA								
<i>Aratus pacificus</i>	0,2535	0,9939	1,7391	0,0772	0,1043	A	A	A
Brachyuro Grapsoideo no ident.	2,5349	9,0429	16,5217	6,8107	9,0143	S	S	P
Brachyuro Xanthoideo no ident.	1,0139	4,9388	6,9565	1,4744	2,0729	S	S	S
Braquiuros no identificados	6,2104	19,4991	42,6087	39,0036	50,1278	P	P	P
Camarón Caridea sin indentificar	0,6337	1,4315	3,4783	0,2558	0,3004	A	A	A
Camarón sin identificar	0,1267	0,2637	0,8696	0,0121	0,0138	A	A	A
<i>Clibanarius lineatus</i>	0,6337	0,6015	3,4783	0,1530	0,1262	A	A	A
Decápodos no identificados	1,5209	1,0515	10,4348	0,9558	0,6620	S	S	S
Palaemonidae no identificado	0,2535	0,2343	1,7391	0,0302	0,0246	A	A	A
Penaeidae no identificado	0,6337	0,3952	3,4783	0,1274	0,0829	A	A	A
<i>Petrolistes cf. zacae</i>	0,2535	0,2923	1,7391	0,0338	0,0307	A	A	A
HEXAPODA								
Insecto sin identificar (Larvas)	0,6337	0,0969	2,6087	0,0679	0,0152	A	A	A
Insecto sin identificar	0,1267	0,0007	0,8696	0,0039	0,0000	A	A	A
ISOPODA								
Isópodo no identificado	0,1267	0,0315	0,8696	0,0049	0,0000	A	A	A
SESSILIA								
<i>Tetraclita squamosa panamensis</i>	14,7022	2,4805	13,9130	8,5119	0,0000	S	P	P
BRYOZOA								
CHEILOSTOMATIDA								
Membraniporidae no identificado	0,6337	0,1454	4,3478	0,1206	0,0000	A	A	A
CHORDATA								
CLUPEIFORMES								
<i>Lile stolifera</i>	4,6895	19,9570	13,0435	11,4462	0,0000	S	P	P
OTROS								
Restos de peces	1,1407	3,2862	6,9565	1,0965	0,0000	S	S	S
SALPIDA								

<i>Salpa</i> sp.	0,1267	0,0004	0,8696	0,0039	0,0000	A	A	A
MOLLUSCA								
ARCOIDA								
<i>Anadara</i> sp.	0,5070	4,3870	3,4783	0,6061	0,0000	A	A	A
CAENOCASTROPODA								
<i>Cerithideopsis californica</i>	16,4766	11,7526	13,9130	13,9841	0,0000	S	P	P
<i>Cerithideopsis</i> sp.	12,8010	2,0638	2,6087	1,3807	9,8656	A	S	A
CYCLONERITIMORPH								
A								
<i>Theodoxus luteofasciatus</i>	11,1534	1,3853	17,3913	7,7642	0,0000	P	P	P
LITTORINIMORPHA								
<i>Echinolittorina peruviana</i>	1,6477	5,8355	0,8696	0,2317	0,0000	A	A	A
<i>Littoraria aberrans</i>	0,7605	0,0474	1,7391	0,0500	0,3062	A	A	A
<i>Littorina</i> sp.	5,9569	5,9790	8,6957	3,6955	0,0050	S	S	S
MYTILOIDA								
Mytilidae no identificado	0,1267	0,0931	0,8696	0,0068	0,0000	A	A	A
OTROS								
Restos de moluscos	0,6337	1,1262	3,4783	0,2180	0,0000	A	A	A
VENEROIDA								
<i>Asaphis</i> sp.	0,8872	0,9911	4,3478	0,2908	0,0000	A	A	A
<i>Leukoma</i> sp.	1,2674	0,4596	4,3478	0,2674	0,2600	A	A	A
OTROS								
Huevos	1,5209	0,0003	0,8696	0,0471	0,0000	A	A	A
Invertebrado tubícola	0,1267	0,0128	0,8696	0,0043	0,0000	A	A	A
Material orgánico de origen vegetal	0,0000	0,7899	32,1739	0,9048	0,0000	P	S	P
Piedras	0,3802	0,3044	2,6087	0,0636	0,0007	A	A	A
Semillas	9,5057	0,0288	0,8696	0,2952	1,5333	A	A	A

Tabla 3. Composición de presas en los contenidos estomacales de *Centropomus medius* con porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%W), frecuencia de ocurrencia (%FO), índice de importancia relativa según Cortes (1997) (%IRI₁) índice de importancia modificado según Davis & Wing (2012) (%IRI₂), categorías de importancia según %IRI₁ (CI₁), %IRI₂ (CI₂) y según Baker *et al.* (2014) (CI₃) basado en el %FO. (P= principal, S= secundario y A= accidental).

Ítems presas	%N	%W	%FO	%IRI ₁	%IRI ₂	CI ₁	CI ₂	CI ₃
ARTHROPODA								
AMPHIPODA								
Amphipodo no identificado	2,5180	6,6667	0,0286	0,5635	0,0135	A	A	S
DECAPODA								
Alpheidae sin identificar	4,3165	10,6667	16,0274	7,2031	12,147	P	P	S
Braquiuros no identificados	2,1583	6,6667	0,5054	0,5894	0,2394	A	A	S
<i>Callinectes</i> sp.	0,7194	2,6667	0,0597	0,0690	0,0113	A	A	A
Camarón Caridea sin identificar	7,9137	14,6667	13,7817	10,562	14,362	S	P	P
Camarón sin identificar	27,3381	29,3333	14,0814	40,329	29,349	S	P	P
Decápodos no identificados	6,1151	10,6667	0,6076	2,3803	0,4605	A	S	S
Megalopa - Larva de Brachiuro	9,7122	8,0000	0,0095	2,5816	0,0054	A	S	S
Palaemonidae no identificado	0,3597	1,3333	0,2006	0,0248	0,0190	A	A	A
Penaeidae no identificado	9,3525	12,0000	14,3442	9,4389	12,230	S	P	P
HEMIPTERA								
<i>Halobates</i> sp.	2,8777	5,3333	0,0317	0,5151	0,0120	A	A	A
ISOPODA								
Isópodo no identificado	2,1583	4,0000	0,0038	0,2871	0,0011	A	A	A
CHORDATA								
CLUPEIFORMES								
Anchoa sp.	8,6331	8,0000	18,2185	7,1304	10,356	P	P	S
<i>Lile stolifera</i>	1,0791	4,0000	1,1003	0,2894	0,3127	A	A	A
OTROS								
Escamas de pez	0,7194	1,3333	0,0083	0,0322	0,0008	A	A	A
Restos de peces	4,6763	16,0000	12,5493	9,1484	14,267	S	P	P
PERCIFORMES								
Eleotridae no identificado	0,3597	1,3333	4,0019	0,1930	0,3791	A	A	A
<i>Lutjanus</i> sp.	1,0791	2,6667	1,0457	0,1881	0,1981	A	A	A
<i>Lutjanus</i> sp. (Est. temprano)	1,0791	2,6667	0,1098	0,1052	0,0208	A	A	A
OTROS								
Material orgánico de origen animal	6,8345	25,3333	2,6521	7,9773	4,7739	A	P	P
Material orgánico de origen vegetal	0,0000	18,6667	0,6324	0,3918	0,8388	A	A	P

Tabla 4. Composición de presas en los contenidos estomacales de *Sciades seemanni* con porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%W), frecuencia de ocurrencia (%FO), índice de importancia relativa según Cortes (1997) (%IRI₁) índice de importancia modificado según Davis & Wing (2012) (%IRI₂), categorías de importancia según %IRI₁ (CI₁), %IRI₂ (CI₂) y según Baker *et al.* (2014) (CI₃) basado en el %FO. (P= principal, S= secundario y A= accidental).

Ítems presas	%N	%W	%FO	%IRI ₁	%IRI ₂	CI ₁	CI ₂	CI ₃
ARTHROPODA								
AMPHIPODA								
<i>Chelorchestia</i> sp.	2,1407	4,2857	0,0062	0,0014	0,0014	A	A	A
BLATTODEA								
<i>Nasutitermes</i> sp.	0,0000	1,4286	2,1779	0,1616	0,1616	A	A	A
DECAPODA								
Alpheidae sin identificar	7,9511	12,1429	3,7530	2,3666	2,3666	A	A	P
<i>Aratus pissonii</i>	0,6116	1,4286	0,2946	0,0219	0,0219	A	A	
Brachyuro Grapsoideo no ident.	11,0092	16,4286	8,9283	7,6171	7,6171	S	A	P
Brachyuro Xanthoideo no ident.	13,4557	23,5714	10,2187	12,5084	12,5084	P	P	P
Braquiuros no identificados	16,5138	30,7143	18,3154	29,2132	29,2132	P	P	P
<i>Callinectes</i> sp.	0,3058	0,7143	0,0063	0,0002	0,0002	A	A	A
Camarón Caridea sin indentificar	3,0581	4,2857	1,9137	0,4259	0,4259	A	A	A
Camarón sin identificar	6,1162	10,7143	9,7395	5,4191	5,4191	S	A	S
Decápodos no identificados	3,0581	24,2857	16,8823	21,2915	21,2915	A	P	P
<i>Leptalpheus</i> sp.	0,3058	0,7143	0,0212	0,0008	0,0008	A	A	A
Megalopa - Larva de Brachiuro	0,3058	0,7143	0,0002	0,0000	0,0000	A	A	A
Palaemonidae no identificado	1,5291	2,8571	2,7908	0,4141	0,4141	A	A	A
<i>Panulirus</i> sp.	0,3058	0,7143	1,6363	0,0607	0,0607	A	A	A
<i>Petrolistes</i> cf. <i>zaca</i>	5,5046	7,8571	1,3584	0,5543	0,5543	A	A	S
ISOPODA								
Isópodo no identificado	0,3058	0,7143	0,0032	0,0001	0,0001	A	A	A
OTROS								
Insecto sin identificar	2,4465	5,7143	0,9064	0,2690	0,2690	A	A	S
CHORDATA								
CLUPEIFORMES								
<i>Lile stolifera</i>	0,3058	0,7143	0,4763	0,0177	0,0177	A	A	A
OTROS								
Escamas de pez	2,4465	2,8571	0,0618	0,0092	0,0092	A	A	A
Restos de peces	1,5291	3,5714	3,4795	0,6453	0,6453	A	A	A
PERCIFORMES								
Eleotridae (Est. temprano)	9,4801	0,7143	0,2669	0,0099	0,0099	A	A	A
Gobiidae no identificado	0,6116	1,4286	4,0783	0,3026	0,3026	A	A	A

STOMIIFORMES								
Phosichthyidae (Est. temprano)	0,3058	0,7143	0,0027	0,0001	0,0001	A	A	A
MOLLUSCA								
CAENOCASTROPODA								
<i>Littorina</i> sp.	0,3058	0,7143	0,0129	0,0005	0,0005	A	A	A
OTROS								
Restos de moluscos	0,3058	0,7143	0,0029	0,0001	0,0001	A	A	A
OTROS								
Material orgánico de origen animal	9,4801	22,1429	6,8987	7,9327		S	A	P
Material orgánico de origen vegetal	0,0000	37,8571	5,4656	10,7450	7,9327	S	P	P
Piedras	0,3058	0,7143	0,3020	0,0112	10,7450	A	A	A

Tabla 5. Resultados de la influencia de las variables zona de salinidad, mareas-tiempo del día y su interacción para las diferentes especies.

Variables	<i>Sphoeroides rosenblatti</i>		<i>Centropomus medius</i>		<i>Sciades seemanni</i>	
	GL	Valor <i>P</i>	GL	Valor <i>P</i>	GL	Valor <i>P</i>
ZONA DE SALINIDAD	1	0,313	1	0,010	1	0,152
MAREAS-TIEMPO DEL DÍA	3	0,027	3	0,003	3	0,002
ZONA*MAREAS-TIEMPO	3	0,905	3	0,006	3	0,559

FIGURAS

Figura 1. Área de estudio

Figura 2. Abundancia de las especies de peces encontradas (a) por zona de salinidad (b) por la combinación de los factores mareas- tiempo del día al interior del manglar de Bahía Málaga (Pacífico colombiano).

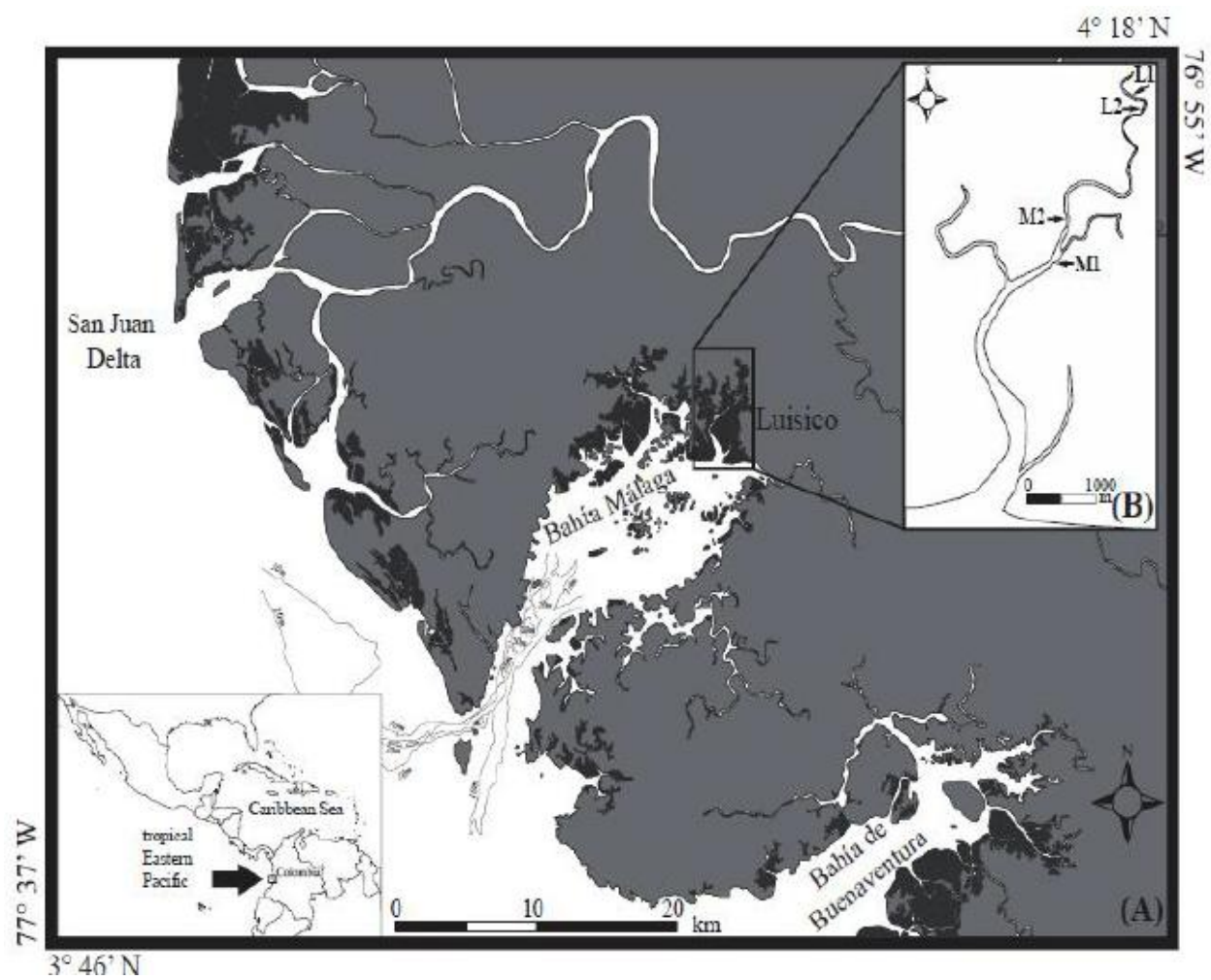
Figura 3. Proporción de índice de llenado según Dalpado & Gjoosaeter (1988) en cada zona (a) *Sphoeroides rosenblatti* capturados en la zona salinidad baja (b) *S. rosenblatti* capturados en la zonas salinidad media (c) *Centropomus medius* capturados en la zona salinidad baja (d) *Centropomus medius* capturados en la zonas salinidad media (e) *Sciades seemanni* capturados en la zona salinidad baja (f) *Sciades seemanni* capturados en la zonas salinidad media.

Figura 4. Proporción de índice de digestión según Dalpado & Gjoosaeter (1988) en cada zona (a) *Sphoeroides rosenblatti* capturados en la zona salinidad media (b) *S. rosenblatti* capturados en la zonas salinidad baja (c) *Centropomus medius* capturados en la zona salinidad baja (d) *Centropomus medius* capturados en la zonas salinidad media (e) *Sciades seemanni* capturados en la zona salinidad baja (f) *Sciades seemanni* capturados en la zona salinidad media.

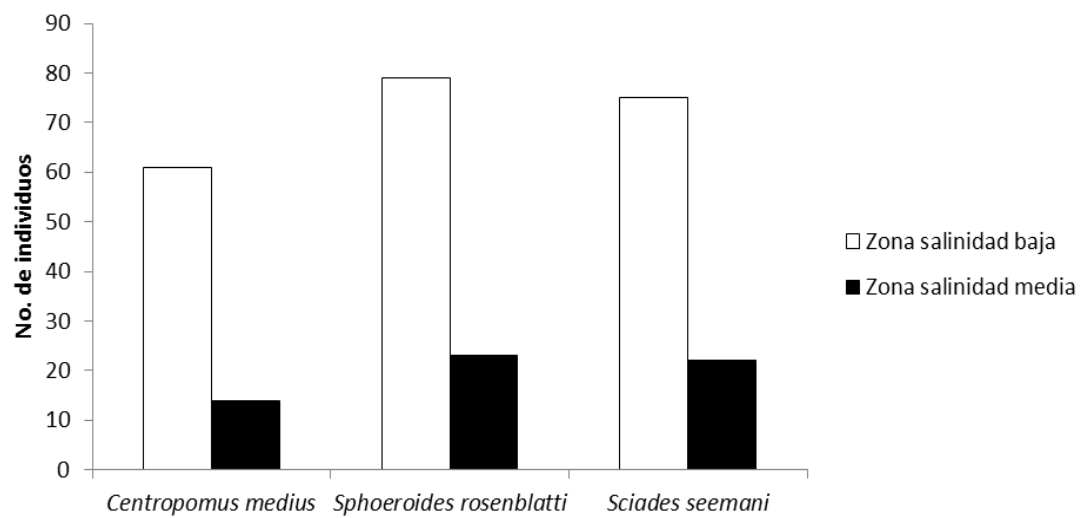
Figura 5. Curva de acumulación de presas y sus respectivos estimadores (ICE: línea discontinua, Chao: línea punteada) para (a) *Sphoeroides rosenblatti* (n=115), (b) *Centropomus medius* (n=75), y (c) para *Sciades seemanni* (n=145).

Figura 6. Diagrama de estrategias de alimentación con base en Amundsen *et al.* (1996) (a) para *Sphoeroides rosenblatti* (n=115), (b) para *Centropomus medius* (n=75), (c) para *Sciades seemanni* (n=145) capturados en el estero Luisico.

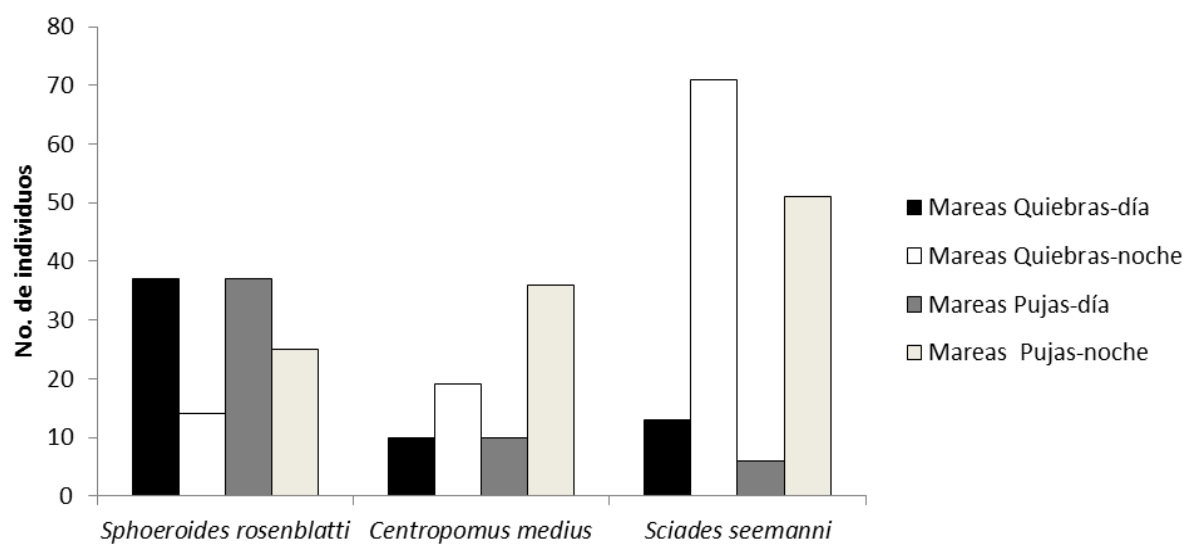
Figura 7. Ordenación (escalamiento multidimensional no métrico -nMDS) de las entre la composición de las dietas de las tres especies (Cm, *Centropomus medius*; Sr, *Sphoeroides rosenblatti*; Ss, *Sciades seemanni*) capturadas en las dos zonas (L, Salinidad baja y H, salinidad media) durante las diferentes mareas y tiempo del día (ND, Quebras-día; NN, Quebras-noche; SD, Pujas-día; SN, Pujas-noche).



(a)

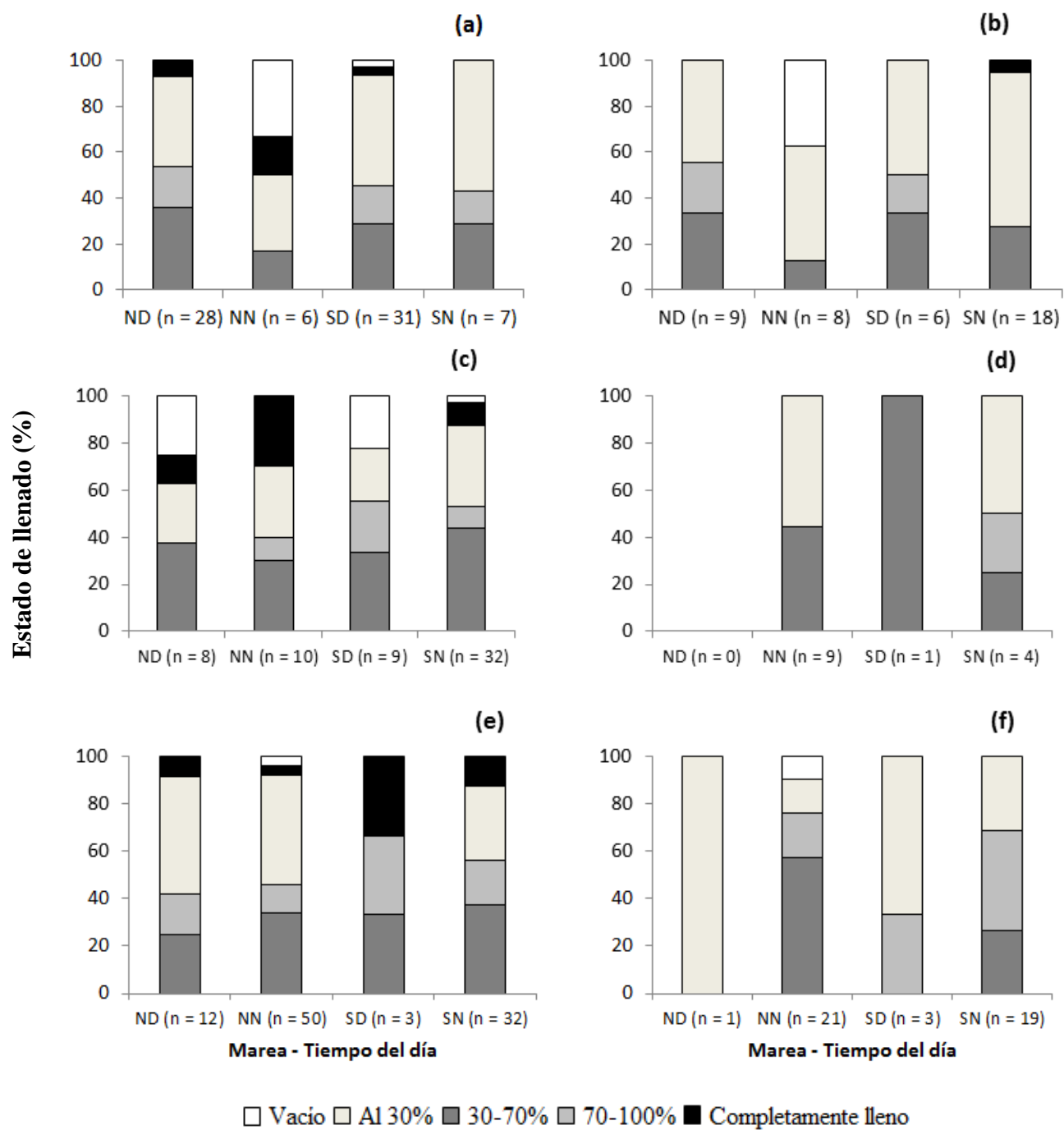


(b)



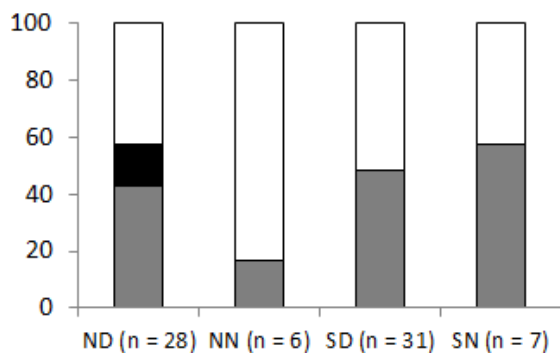
Zona: Salinidad baja

Zona: Salinidad media



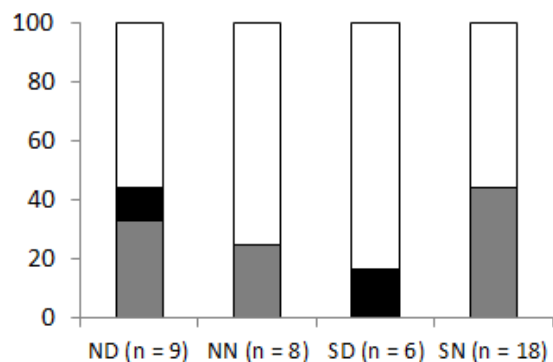
Zona: Salinidad baja

(a)



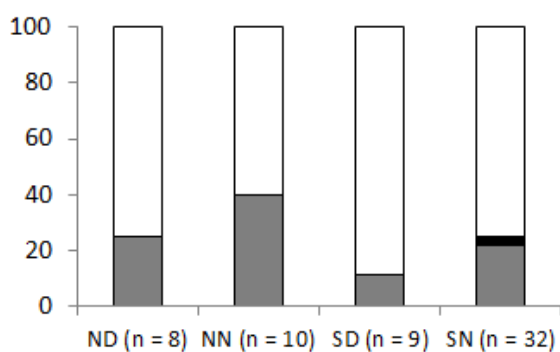
Zona: Salinidad media

(b)

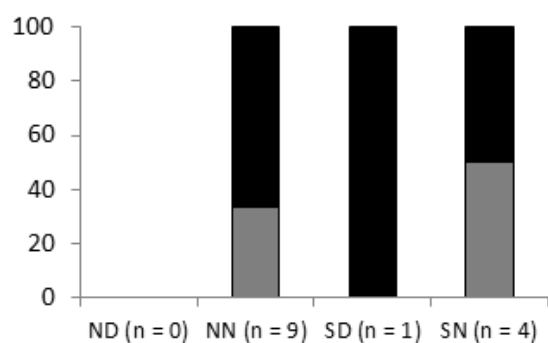


Estado de digestión (%)

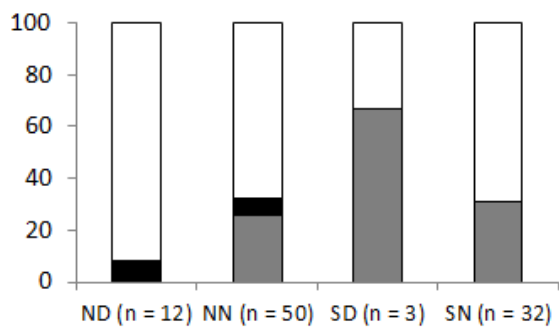
(c)



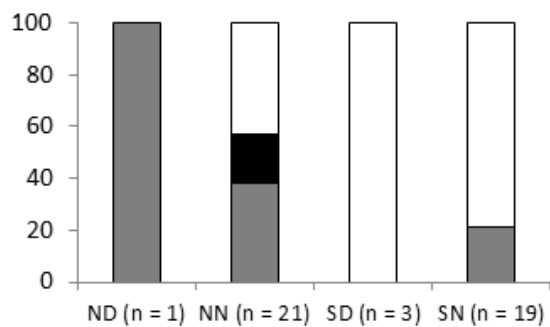
(d)



(e)



(f)



Marea - Tiempo del día

Marea - Tiempo del día

■ Hasta un 30% ■ Entre 30-70% □ Más del 70%

